Ueber die
Entwicklung der Kiemen
bei Knochenfischen.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität München

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt

von

Theodor Moroff

aus

Gabrovo (Bulgarien).

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 60. 1902.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552325_0136

Ueber die
Entwicklung der Kiemen
bei Knochenfischen.

Inaugural-Dissertation

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität München

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt

von

Theodor Moroff

aus

Gabrovo (Bulgarien).

ACAD. BAT. BL.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte
Bd. 60. 1902.
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn.

Beim Studium der Fischorganisation springt die merkwürdige Thatsache in die Augen, dass keine genaueren Untersuchungen über die Entwicklung ihrer Respirationsorgane gemacht worden sind. Sogar die Beschreibung der anatomischen und physiologischen Verhältnisse des ausgebildeten Kiemenapparates ist eine keineswegs genügende, und wurde dieses Organ, das für die Fische von so grosser Bedeutung ist, allgemein ziemlich vernachlässigt.

Abgesehen von den älteren Forschern H. Rathke und K. E. von Baer haben sich von den neueren Forschern Goette, Maurer u. a. gelegentlich mit der Entwicklung des Kiemenapparates der Fische befasst; eine ausführlichere aber auf die Selachier beschränkte Darstellung wurde nur von A. Dohrn gegeben.

Daher habe ich mir, dem Rate meines geehrten Lehrers Herrn Professor Richard Hertwig folgend, die Aufgabe gestellt, die Entwicklung der Kiemen und besonders die feinere Entwicklung der Blutgefässe im Zusammenhang mit den Respirationsepithelien bei den Knochenfischen zu verfolgen.

Die Beobachtungen habe ich an der Forelle (Trutta fario) gemacht, weil mir hier reichliches, entwicklungsgeschichtliches Material zur Verfügung stand, welches zugleich günstige Beobachtungsbedingungen bot.

Die Bayerische Landesfischzucht-Anstalt in Starnberg lieferte die befruchteten Eier, welche im zoologischen Institut in beständig laufendem Wasser aufgezogen wurden. Anfangs tötete ich täglich, später in grösseren Intervallen von 2—3 oder 4 Tagen einige junge Fische, wobei Pikrinessig-, Chromessigsäure und Sublimat als Conservierungsmittel dienten. Besonders wandte ich die Sublimat-Conservierung an, weil sie die besten Resultate lieferte und am bequemsten zu handhaben ist. Ausserdem habe ich auch ebendes Material in ausgiebiger Weise zur Untersuchung herangezogen.

Im Anfang schnitt ich ganze Tiere in drei Richtungen, später aber nur einzelne Kiemenbogen, die erst mit Nadeln unter der Lupe herauspräpariert wurden. Schnittserien habe ich je nach Bedürfnis in der Dicke 5—7½, manchmal bis 10 μ gemacht. Als beste Färbungsmethode erwies sich die Doppelfärbung: Hämatoxylin und Eosin- Hämatoxylin und Pikrinsäurefuchsin. Die Hämatoxylin-Eosinpräparate, die aus Sublimatmaterial verfertigt waren, zeigten das Gewebe violettblau, den Knorpel dunkler violett und die Blutkörperchen rot; die aus Chromessigsäurematerial verfertigten Präparate zeigten das Gewebe blau und die Blutkörperchen gelb gefärbt; die letzteren waren entschieden besser erhalten, aber das Material lässt sich etwas schwieriger färben. Aufgehellte, in Kanadabalsam eingebettete einzelne Kiemenbogen haben für das Verständnis nicht wenig beigetragen. Auch Beobachtungen an den lebenden durchsichtigen Tieren über Bewegung und Richtung des Blutes und die Verzweigung der Gefässe lohnten reichlich die Mühe.

Fast alle Zeichnungen habe ich mit Prisma möglichst naturgetreu angefertigt.

Bevor ich nun zur eigentlichen Beschreibung der Entwicklung der Kiemen selbst übergehe, ist es wohl nicht überflüssig, einen kurzen historischen Abriss der bis jetzt darüber gemachten Untersuchungen und ihrer Resultate zu geben.

Geschichtliches.

Wie schon erwähnt, hat sich zuerst Rathke mit der Entwicklung der Fischkiemen befasst. Er sah an den Kiemenbogen Reihen von Wärzchen auftreten, welche, nachdem sie eine gewisse Grösse erreichten, eine Abplattung erleiden und gleichzeitig seitliche Einschnitte bekamen und so allmählich direkt in die definitive Form der Kiemenblätter übergehen. Bei ihrem Auftreten enthalten die Wärzchen Hohlräume, welche nachher von dem Blutgefässsystem als Blutbahnen benutzt werden. Die zuführenden und abführenden Gefässe kommen nach Rathke's Ansicht durch die Spaltung des primären Gefässbogens zustande. Auf diese Weise entstehen zwei Gefässe, die sich miteinander durch Schlingen verbinden. Etwas mehr konnte Rathke nicht sehen; die feinere Entwicklung der Capillaren und der Respirationsepithelien hat sich seinen Beobachtungen entzogen.

K. E. von Baer sagt in seinen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische, dass er zu Rathke's Angaben etwas neues nicht hinzufügen könne, so dass auch ihm sich die verschiedenen Prozesse, die sich bei der Entwicklung der Kiemen abspielen, entzogen haben.

Im zoologischen Anzeiger machte später Götte die Mitteilung, dass er bei einem jungen Cobitis von 8—9 Tage statt Würzchen lange, fadenförmige Anhänge mit einer etwas spiralig gedrehten Gefässschlinge gefunden habe. Sehr bald treten an der Basis jener Fäden an zwei entgegengesetzten Seiten kurze Seitenzweige auf; dieselben wachsen und vermehren sich; dabei schrumpft das weit vorragende Fadenende etwas ein, so dass zuletzt das definitive Kiemenblatt vorliegt. Er meint, dass man jene primären Kiemenblätter von Cobitis mit den ähnlichen Gebilden von Selachierembryonen nicht vergleichen kann.

Ausführlicher als die besprochenen Arbeiten sind die Untersuchungen, welche Anton Dohrn bei Selachiern machte. Er gibt an, dass die Entwicklung der Kiemenblättchen so vor sich geht, dass an der nach aussen und hinten gerichteten Seiten der Kiemenbogen kleine, bläschenähnliche Ausstülpungen sich bemerkbar machen, welche die erste Anlage der Kiemenblätter darstellen. Ihre Hohlräume stehen in Verbindung mit dem primären Gefässbogen durch feine Schlingen, die durch Ausstülpung des eben erwähnten Gefässes zustande kommen. In ihrer weiteren Ausstülpung treten diese Schlingen in Verbindung mit gewissen Hohlräumen; das Blut fliesst von dem Gefässbogen durch die Schlingen in diese Hohlräume, die dann von dem Blutsystem als Blutbahnen benutzt werden; auf diese Weise kommen zwei Venen zustande. Die Schlingen jedes Kiemenbogens bilden je zwei neue Gefässe und zwar: die vorderen Schlingen die vordere Vene, und die hinteren die hintere Vene; beide Venen liegen nach innen von dem primären Gefässbogen, also zwischen dem Knorpel und dem Gefässbogen; sie steigen nach oben und nehmen allmählich an Dicke zu, weil sie beständig neue Schlingen in sich aufnehmen. Die beiden rückführenden Ströme comunicieren an zwei Stellen durch Querkommissuren miteinander. Das Blut tritt vom Herzen getrieben in die Kiemenarterien ein, dann in die Schlingen, passiert die Kiemenblätter und ergiesst sich in die neugebildeten Gefässe. Mit der weiteren Entwicklung wächst die vordere Vene auf kosten der Arterie, welche sich zusammen mit der hinteren Vene als kleines Gefäss in den nun dominierend gewordenen vorderen Venenstamm ergiesst. Hierauf verliert die Arterie vollkommen den Zusammenhang mit der vorderen Vene, die nun allein den Arterienbogen darstellt, und da das Blut aus der Arterie nicht weiter kann, so verliert sie auch den Zustrom aus der bedeutend kleineren hinteren Vene. Diese wird selbständig und findet eine Verbindung mit dem vorbeilaufenden Aortenbogen des nächstfolgenden Kiemenbogens, so dass schliesslich jeder Aortenbogen sein Blut aus zwei sehr ungleich grossen Venen zweier verschiedener Kiemenbogen erhält. Die weitere Entwicklung der Kiemenblätter hat Dohrn nicht verfolgt.

Sonst ist mir über das Thema nichts bekannt. Die Autoren, welche die Frage nur gelegentlich berühren, lasse ich unerwähnt, um sie an geeigneter Stelle zu citieren.

Die Ausbildung der Blutgefässe.

Bekanntlich verläuft bei ganz jungen Embryonen in jedem Kiemenbogen je ein Gefässbogen. Diese vermitteln bei den jungen Larven allein die Verbindung zwischen Truncus arteriosus und Aorta descendens und leiten das vom Herzen kommende Blut direct in die Aorta über. Später aber, wenn die Kiemenblätter mit ihren respiratorischen Capillaren gebildet worden sind, existieren in jedem Kiemenbogen zwei Blutgefässe, von denen das eine das Blut zuführt, das andere dasselbe abführt. Also muss einer der beiden Gefässbogen neu entstehen.

Um zu verfolgen, wie sich das zweite Blutgefäss ausbildet, beginne ich mit einem Stadium, in welchem die Kiemenbogen schon angelegt sind und in jedem Kiemenbogen je ein Gefäss verläuft.

Die Larve ist 29 Tage alt; sie hat eine Länge von 8,5 mm und ist noch nicht aus der Schale ausgeschlüpft. Ihr Dottersack hat eine rundliche Gestalt und ist an Volumen 4—5 mal grösser als das Tier selbst. Eine merkliche Grenze zwischen Kopf und Rumpf ist durch das erste Paar Kiemenspalten gegeben, die sich an den beiden Seiten des Körpers zwischen dem ersten Kiemenbogen und Hyoidbogen befinden. Dabei ist der Kopf gegen den Körper ein wenig nach unten geknickt. Der Kiemendeckel ist noch nicht ausgebildet; immerhin ist er schon angedeutet, indem an der Stelle, wo sich später der Knorpel des Hyoidbogens herausformt, das Epithel ein wenig nach hinten saumförmig verdeckt ist. Die so entstehende Falte ist aber so unbedeutend, dass sie nicht einmal die erste Kiemenspalte zu decken im Stande ist. Die Kiemenbogen stehen senkrecht zur zurLängsaxe und dicht hinter einander, in zwei nach hinten divergierenden Reihen, gleichzeitig von vorn nach hinten an Grösse abnehmend. Die vorderen Flossen sind als ganz kleine Falten wahrzunehmen, das hintere Flossenpaar ist noch nicht markiert. Die unpaaren Flossen sind noch durch einen einheitlichen Saum repräsentiert.

Querschnitte durch einen Embryo in der Gegend der Kiemenregion lassen erkennen, dass unter dem Neuralrohr im Umkreis der Chorda dorsalis reichliches embryonales Bindegewebe entwickelt ist, eine Galerte mit zahlreichen netzförmig anastomosierenden Zellen. Das Gallertgewebe ist besonders unterhalb der Chorda stark entwickelt und presst die dorsale Darmwand fest gegen die ventrale.

Deswegen tritt uns um diese Zeit der Darm nicht als eine Röhre entgegen, sondern als eine solide Zellmasse. Dieselbe besteht aus einer dorsalen und ventralen Reihe fest aneinander gepresster cubischer Zellen, und ans regellos angeordneten Zellen, die den Raum zwischen beiden Reihen ausfüllen. Stellenweise sind einzelne Zellen auseinander gewichen und infolgedessen sind ganz kleine Hohlräume zu sehen, die die erste Andeutung von dem Darmlumen darstellen. Die Kiemenspalten sind schon angelegt, lassen aber ebenfalls das Lumen vermissen. Es sind

Zellstränge, welche aus zwei fest zusammenschliessenden Zellreihen bestehen und von dem Entoderm des Darmes bis zum Ectoderm der Haut reichen, zwischen beiden Lagen eine continuierliche Verbindung herstellend. Das Ectoderm besteht nur aus zwei Zelllagen, einer oberflächlichen Deckschicht stark abgeplatteter Zellen, und einer tieferen Lage von cylindrisch-kubischen Zellen. In letztere Lage setzen sich die beiden Reihen, der die Kiemenspalten auskleidenden Zellen ohne irgend welche Abgrenzung fort. Die linke Hälfte der Figur 1 stellt einen Querschnitt durch die zweite Kiemenspalte und die rechte Hälfte einen solchen durch das Spritzloch dar. Die Anlagen von beiderlei Kiemenkanälen geben auf dem Querschnitt im wesentlichen das gleiche Bild, nur dass der Uebergang der aus Cylinderepithel bestehenden Auskleidung in das Ektoderm bei der Kiemenspalte ein sehr deutlicher ist, während beim Spritzloch die epitheliale Auskleidung und das Ectoderm etwas gegen einander abgesetzt sind. Bei der Betrachtung des jungen Fischchens von aussen mittelst der Lupe sieht man von dem Spritzloch gar nichts, die Kiemenspalten dagegen durch geringfügige Vertiefungen angedeutet.

Noch instructiver als Querschnitte sind Frontalschnitte, d. h. Schnitte, welche in der Längsrichtung des Embryo horizontal geführt werden. Figur 2 stellt einen solchen Frontalschnitt dar, der durch die Kiemenbogen, etwa gleich weit von ihrem dorsalen wie ventralen Ende geführt wurde. In der Figur wurde nur die rechte Seite des Schnittes abgebildet. Das subchordale Gallertgewebe, welches die mittlere Partie des Schnittes einnehmen würde, ist nicht mehr abgebildet. Man sieht nur die linke Seite des soliden Darmentoderms, die von demselben ausgehenden Anlagen der Kiemenspalten, welche bis zum Ectoderm reichen; zwischen je zwei Kiemenspalten die mesodermalen Kiemenbogen, die eine rundliche Gestalt aufweisen. Zwischen dem Hyoidbogen und ersten Kiemenbogen dringt eine sehr starke ectodermale Einsenkung von aussen ein, die ganz scharf die eben genannten Bogen von einander trennt. Diese ectodermale Einsenkung kommt auf die innere Seite des Hyoidbogens zu liegen und geht in Zellen über, welche die Verbindung des Darms mit dem Spritzloch herstellen.

Die Entwicklung der betr. Einsendung spielt sich so früh ab, dass sie schon an meinen allerjüngsten Embryonen von 25 Tagen zu sehen ist.

Die einzelnen Kiemenbogen sind auf dem Frontalschnitt ziemlich kreisrund; ihr Mesoderm ist aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, die sich ziemlich gleichmässig verteilen und mit verhältnismässig grossen, rundlichen Zellkernen versehen sind. Eine Differenzierung der Mesodermzellen in einen Muskelschlauch (Kopfhöhle), wie das A. Dohrn bei den Selachiern angibt, kann ich nirgends beobachten. Das Mesoderm ist von einer Epithelschicht, die sich durch die Verschmelzung des Entoderm und Ectoderm bei dem Zustandekommen der Kiemenspalten ausbildet, umgrenzt; die Zellen dieser Schicht ordnen sich nach der Peripherie radiär an. Die Stelle, an welcher bei der Bildung der Kiemenspalten Ectoderm und Entoderm sich vereinigt haben, ist nicht mehr zu erkennen, sodass man an dem der gegebenen Schilderung zu Grunde liegenden Stadien nicht sicher sagen kann, wo das Entoderm aufhört und wo das Ectoderm beginnt.

Darüber, wie weit das Ectoderm in das Innere der sich bildenden Kiemenspalten hineinreicht, kann ich bestimmte Aussage machen auf Grund früherer Entwicklungsstaien, die ich hier nicht genauer zu schildern beabsichtige. An den vorderen Kiemenspalten der betreffenden Stadien war zwischen Ectoderm und Entoderm eine continuierliche Verbindung eingetreten, dagegen nicht an den zwei letzten. Hier konnte man sehen, dass sich sowohl die Rachenhöhlenwand in das Mesoderm ausstülpt als auch die Ectodermwand dieser Ausstülpung entgegenwächst. Diese letztere verdickt sich an der Stelle, wo später die Kiemenspalte zu Stande kommt polsterförmig, gleichzeitig erfährt sie auch eine schwache Einsenkung in das Mesoderm. Auf diese Weise bekommt man zwei Arten von Einsenkungen — die eine rührt von der Ausstülpung des Entoderms (der Darmwand), die andere von der Einsenkung des Ectoderms. Die letzten Einsenkungen sind bedeutend schwächer als die ersten. Durch die Einsenkung des Ectoderms und seine Verdickung an dieser Stelle wird die Darmwandausstülpung verhindert sich bis zu der Oberfläche des Körpers zu erstrecken. Darüber zieht sich die Deckschicht des Epithels hinweg, welche allem Anschein nach eine schützende Rolle spielt; sie hat eine ziemlich derbe Consistenz, ihre Zellen sind abgeflacht, mit grossen flachen Kernen und spärlichem Protoplasma.

Was die Blutgefässe dieses Stadiums betrifft, finde ich nicht nur das erste Gefässbogenpaar, sondern auch die folgenden vier Gefässbogen angelegt; nur in dem letzten Kiemenbogen ist noch kein Lumen zu sehen. Die Gefässbogen haben nicht überall ein gleich starkes Lumen; die Gefässe, die in den Kiemenbogen verlaufen, besitzen eine Dicke von 0,03 mm; nur das vorderste Gefässbogenpaar, das Hyomandibulargefäss zeigt stellenweise ein etwas stärkeres Lumen bis zu 0,04 mm.

Meine Beobachtungen weichen von den Angaben Maurers, die sich auf die Umwandlungen der ersten zwei Gefässbogenpaare während der Embryonalentwickelung der Knochenfische beziehen, etwas ab. Nach ihm sollen sich bei Embryonen von 35 Tagen noch keine Gefässbogen ausgebildet haben, ausser dem vordersten Gefässbogenpaar, das das Blut vom Herzen direkt in die Aorten überleitet. Die folgenden Gefässbogen sollen sich bedeutend später entwickeln, bei Embryonen von 41 Tagen.

Nach ihm besitzt der erste Arterienbogen ein mächtiges Lumen im Vergleich mit den nächstfolgenden, die sehr feine Lumina besitzen. Infolge dessen will er in den ersten Arterienbogen ein primitives Gefäss erblicken. In der That ist der erste Arterienbogen etwas stärker als die übrigen, aber nicht in dem Maass, wie das von Maurer angegeben wird.

Um diese Zeit verlaufen die Gefässbogen, ventral, im Anfang des Kiemenbogens mehr der entodermalen inneren Seite genähert, gegen die Mitte nähern sie sich der ectodermalen äusseren Seite so stark, dass sie dicht unter dem Ectoderm liegen; dorsalwärts verlassen sie wieder gegen das Ende des Kiemenbogens die äussere Seite, um der inneren Seite des Bogens angenähert weiter zu verlaufen. Um diese Zeit besitzen die Gefässbogen noch keine eigene Wandungen; sie sind unmittelbar von den Mesodermzellen umgrenzt. Dies letzteren bilden keine glatten Flächen, vielmehr ragen einzelne Zellen mehr oder minder in das Lumen vor. An anderen Stellen weichen sie zurück, sodass sich stellenweise Erweiterungen des Lumen ausbilden; auch die umgrenzenden Zellen sind sehr locker mit einander verbunden und ein wenig länglich geworden. Die Gefässbogen sind noch nicht mit dem Truncus arteriosus ventral, und mit der Aorta dorsal in Verbindung getreten. Diese Verbindung kommt erst einige Tage später zustande. Also es

werden die Gefässbogen erst in der Mitte der Kiemenbogen angelegt, dann schreitet ihre weitere Ausbildung nach unten ventral und nach oben dorsal vor, bis dass sie die Aorta und Truncu sarteriosus erreichen. Es macht mir den Eindruck, als ob sich diese Gefässe nicht durch Spalten und Auseinanderweichen der Mesodermzellen ausbilden, sondern durch eine inselartige Umgrenzung bestimmter Gruppen von Mesodermzellen, deren Protoplasma ziemlich stark aufquillt und in einen schleimigen Zustand übergeht. Man kann ganz deutlich an dem blind endenden Lumen eine Strecke weit diese Umwandlung verfolgen; an mehreren Schnitten nach einander sind die betreffenden Zellen etwas mehr abgerundet, dicht aneinander gelagert, und ziemlich scharf von dem übrigen Gewebe umgrenzt, als ob sie Blutzellen seien. Verfolgt man sie nun nach der einen Richtung, so sieht man sie in normales Gewebe übergehen, nach der andern Richtung aber werden sie mehr und mehr locker und aufgequollen und schliesslich sieht man nur noch das Lumen mit wenigen zerstreuten Blutzellen. An allen vier Kiemenbogen geht die Entwickelung der Blutgefässe und der Kiemenblätter ganz gleich vor sich, nur die Zeit der Ausbildung bei den verschiedenen Bogen ist verschieden. Der erste Kiemenbogen geht in seiner Entwickelung allen nächstfolgenden voraus, dann kommt der zweite, dann der dritte und der vierte bildet sich zuletzt.

Im Laufe der weiteren Entwickelung gerät die äussere Seite des Kiemenbogens, und zwar die im Anfang ganz dünne Mesodermschicht, die unmittelbar an das Ectoderm angrenzt und sich nach aussen von dem Gefässbogen befindet, in starkes Wachstum. Diese Schicht wird immer stärker und stärker, sodass es den Anschein gewinnt, als ob der Gefässbogen seine Lage verändert und mehr gegen die Mitte rückt. Dadurch verliert der Querschnitt des Kiemenbogens seine anfänglich zylindrische Gestalt und flacht sich immer mehr seitlich ab.

Fig. 3 ist einem Querschnitte eines zwei Tage älteren Embryos entnommen. Hier sieht man, dass der Kiemenbogen sich ein wenig von innen nach aussen verlängert hat; der Gefässbogen liegt ziemlich in der Mitte und seine Wand ist glatt geworden. Das Mesoderm besteht aus grossen rundlichen Zellen, die nach innen von dem Blutgefässe sich ganz schwach konzentrisch angeordnet haben, ohne dabei eine merkliche Ver-

dichtung erlitten zu haben. Das Epithel ist noch immer einschichtig, die Zellen radiär langgestreckt und infolge des grossen Mesodermdruckes nach aussen, scheinen sie sich senkrecht zu der Oberfläche zu teilen.

Bei einem, um einige Tage älteren Embryo, hat sich das Mesoderm nach aussen noch stärker verlängert, und seine äussere Seite ist ziemlich scharfkantig geworden, auch die Epithelzellen des äusseren Randes haben sich hie und da der Fläche nach geteilt; infolge dessen ist die Zylinderzellenschicht des Epithels bedeutend dicker geworden und ist nicht mehr einschichtig (Fig. 4). Bis zu dieser Zeit existierte kein einheitliches Darmlumen. Es haben sich bis jetzt die Verhältnisse erhalten, die wir bei dem ersten Stadium sahen. Erst um diese Zeit sind die Darmwände auseinander gerückt; dadurch hat sich der Darmkanal gebildet und infolge dessen ist die innere Wand der Kiemenbogen freigelegt. Beim Auftreten des Darmlumens nimmt das Entoderm dieselbe Struktur an, die wir vom Ectoderm beschrieben haben d. h. es besteht jetzt erstens aus einer tieferen Schicht, die aus grossen, zylindrischen, regelmässig angeordneten Zellen besteht, und zweitens aus einer äusseren sich aus kleinen abgeflachten Zellen zusammensetzende Lage, die durch Teilung der inneren Schicht zustande gekommen ist. Die Verdichtung der Mesodermzellen nach innen von dem Blutgefässe ist etwas weiter vorgeschritten, sodass man schon einen Knorpel von dem übrigen Gewebe ziemlich deutlich unterscheiden kann (Fig. 4). Der Gefässbogen hat auch an Stärke zugenommen.

Von nun an verliert der Gefässbogen nach aussen immer mehr seinen glatten Verlauf und treibt kleine Ausstülpungen in das Mesoderm. Ein Querschnitt durch den ersten Kiemenbogen eines Embryos von 42 Tagen zeigt, wie der Gefässbogen sich auszustülpen beginnt (Fig. 5). In der Mitte des Kiemenbogens hat sich um diese Zeit der Knorpel sehr gut differenziert und scharf von dem Mesoderm abgegrenzt. Das Mesoderm, nach aussen von dem Gefässbogen, hat noch weitere Vermehrung erfahren, sein äusserlicher Rand ist ziemlich scharfkantig geworden. An der hinteren Seite des Kiemenbogens, wo dass Blutgefäss die ersten Schlingen aussendet, haben sich die Mesodermzellen stark verlängert und senkrecht zu der Oberfläche angeordnet; ihre Kerne pressen sich dicht aneinander, sodass kaum etwas von

Protoplasma zwischen ihnen erkennbar ist. In diesem Stadium hat das Mesoderm, nach aussen von dem Gefässbogen, seine grösste Dimension erreicht. Diese nachträglich ausgewachsene Partie nenne ich kurzweg Septalwulst. Auf Querschnitten hat der Septalwulst die Form eines Zapfens, der wohl ein Drittel von dem gesamten Durchmesser des Mesoderms ausmacht; er kehrt seine Basis dem Gefäss zu, während seine Spitze nach aussen vorragt. Dieser Septalwulst ist homolog der Scheidewand der Selachier, welche von jedem Kiemenbogen entspringt, und die vorderen und hinteren Kiemenblätter von einander trennt. Seine Fortbildung unterbleibt, da die Zellen an seiner Spitze sich nicht mehr teilen. Der Septalwulst ist überall deutlich von dem Epithel abgegrenzt, nur an seiner Spitze ist die Grenze etwas undeutlich, äusserst selten aber so stark verwischt, dass sie nicht mehr zu erkennen wäre. Die Epithelzellen sind nach innen von dem Gefässbogen, wie bei den früheren Stadien, einschichtig und radiär angeordnet; nur an der äusseren Seite um den Septalwulst herum, der Partie also, die dem Ectoderm entsprechen würde, zweischichtig geworden; dabei haben nur die unmittelbar an das Mesoderm anliegenden Zellen ihre radiäre Form beibehalten, die oberflächlichere Schicht hat die radiäre Anordnung eingebüsst. An der Hinterwand des Kiemenbogens, wo erst die Schlingen einzudringen anfangen, haben sich die Zellen der tieferen Epithelschicht bedeutend stärker verlängert als die der vorderen Seite des Bogens. Sie sind, ähnlich wie in dem Mesoderm, dicht aneinander gedrängt, ihre Kerne enorm gross, zugespitzt und ineinander gefügt.

Der Gefässbogen hat an seiner hinteren äusseren Seite ganz feine Ausstülpungen getrieben. Jede einzelne Ausstülpung dringt in das Mesoderm ein und reicht bis zu der Mesoderm-Ectoderm-Grenze (Fig. 6). Wenn die Ausstülpung das Epithel erreicht hat, wächst sie an der genannten Grenze weiter nach dem freien Ende des Septalwulstes vor, ohne jedoch dieses zu erreichen. An ihrem Ursprung ist sie am stärksten, dann verjüngt sie sich gegen die Spitze ganz allmählich, sodass sie zuletzt nur noch ein dünnes Fädchen bildet. In diesem fadenförmigen Ende liegt zumeist eine birnförmige verhältnismässig grosses Zelle, die sich etwas stärker färben lässt (Fig. 7). Hier haben wir es mit der ersten Anlage einer Gefässschlinge zu

tun, welche für die Bildung des primären Kiemenblättchen zum Ausgangspunkt wird. Ob die Schlinge in ihrem weiteren Vordringen zwischen dem Mesoderm und Epithel, oder im Mesoderm verläuft, kann ich nicht sicher sagen. In das Epithel sicher dringt sie nicht ein. Sie verläuft dicht an der genannten Grenze, und nach aussen von ihr habe ich niemals Zellkerne gesehen, die dem Mesoderm angehört, und sie von dem Epithel abgegrenzt hätten. Gleichzeitig mit dem Eindringen der Schlingen geraten die Mesodermzellen des Septalwulstes, die sich dicht an der Basis dieser Ausstülpung befinden, in starke Vermehrung. Sie wachsen nach aussen warzenförmig aus, und zwingen die Anlage der Schlinge, sich zu krümmen, wie das aus Fig. 6 und 7 ersichtlich ist. Damit wird auch das Epithel gezwungen, über die Körperoberfläche warzenförmig sich emporzuheben. Auf diese Weise kommen die primären Kiemenblätter zum Vorschein. Indem unter fortgesetztem Wachstum des Mesoderms die Gefässschlinge sich immer stärker zurückkrümmt, kommt ihr voranwachsendes Ende bis in die Nähe ihres Ausgangspunktes am Gefässbogen (Fig. 8 und 9).

Es scheint, als ob das Mesoderm in das Epithel eindringt. Das letztere ist sehr dünn an der Stelle, wo die Spitze des Mesodermwärzchens ist; die Zellen haben keine bestimmte Anordnung. Hingegen ist das Epithel zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlingen, wie man auf Schnitten parallel zur Achse des Kiemenbogens sieht, sehr dick, und dabei sind, wenigstens was seine innere Zellenschicht anbelangt, die unmittelbar dem Mesoderm angrenzenden Zellen meistens radiär angeordnet und ziemlich lang gestreckt (Fig. 10); die Mesoderm-Epithelgrenze ist sehr deutlich, nur an der Spitze ist sie wieder ziemlich verwischt. Die Vermehrung der Mesodermzellen geht so rasch vor sich, dass sie sich von dem übrigen Mesoderm inselartig abgrenzen, und es macht auf das täuschendste den Eindruck, als ob sie eine epitheliale Herkunft hätten. Wie man aus der soeben beschriebenen Abbildung ersieht, bildet die Mesodermgrenze infolge des ungleichmässigen Wachstums eine äusserst charakteristische Wellenlinie, und diese Berg und Thal ähnlichen Erhebungen werden durch das Epithel zum grössten Teil ausgeglichen, sodass sich nach aussen nur eine äusserst schwache wellenförmige Anordnung erkennen lässt. Wenn die Spitze der Schlinge ziemlich

in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurückgekehrt ist, verbinden sich benachbarte Schlingen untereinander durch ganz feine Anastomosen, die von den Schlingen nach oben und unten parallel dem Gefässbogen ausgestülpt werden. Auf diese Weise kommt ein ganz feines, neues, dem Arterienbogen paralleles Gefäss zustande.

Wenn die Schlingen der hinteren Blätter jedes Kiemenbogens, wenigstens die meisten, untereinander in Verbindung getreten sind, und so ein neues Blutgefäss erzeugt haben, beginnt der primäre Gefässbogen auch an der vorderen äusseren Seite Ausstülpungen zu bilden. Diese Ausstülpungen dringen in das Mesoderm, erreichen die Mesoderm-Ectodermgrenze und dringen dann weiter ein. Das Mesoderm um die Basis jeder Schlinge gerät auch hier in eine Vermehrung und zwingt die Schlingen, sich zu krümmen und hebt das Ectoderm nach aussen hervor. Also ganz genau wie die hinteren Kiemenblätter, kommen auch die vorderen jedes Kiemenbogens zustande, nur erzeugen die neugebildeten, vorderen Kiemenblättchen keine Anastomosen, um ein neues Blutgefäss zu bilden, wie das bei den hinteren Kiemenblättern der Fall ist, sondern treten mit dem schon aus der Vereinigung der hinteren Schlingen zustande gekommenen Blutgefäss in Verbindung, wodurch dieses bedeutend verstärkt wird. Gewöhnlich stehen die Blätter der einen Seite nicht den Blättern der anderen Seite gegenüber, sondern alternieren mit ihnen; ein Blatt der einen Seite sitzt zwischen zwei Blättern der anderen Seite, selbstverständlich ist es, dass auch die Schlingen sich in derselben Verteilung befinden, sehr oft geschieht es aber, dass zwei Schlingen gleichzeitig von den beiden Seiten ausgehen, sodass sie gegeneinander liegen und man beide gleichzeitig auf einem Querschnitt trifft.

Niemals habe ich sowohl an der einen als auf der anderen Seite beobachtet, dass zwischen den schon ausgebildeten Kiemenblättern ein nachträgliches Einschieben von neu ausgebildeten Schlingen und Kiemenblättern stattfindet. Mit der Verlängerung der Kiemenbogen rücken die Kiemenblätter auseinander und nehmen fortwährend an Dicke und Breite zu; solange das Wachstum andauert, bilden sich an dem oberen dorsalen Ende des Kiemenbogens neue Kiemenblätter aus.

Infolge der späteren Ausbildung der vorderen Reihe sind selbstverständlich ihre Kiemenblätter im Anfang an Länge be-

deutend zurückgeblieben, gegen die Blätter der hinteren Reihe. Zur Zeit, da sich die vorderen Blättchen über die Oberfläche des Epithels emporhoben, besassen die hinteren eine Länge von 0,77 mm und eine Breite von 0,2 mm. Mit der weiteren Entwicklung holen die Blätter der vorderen Reihe die der hinteren ein, ja später überholen sie sogar dieselben.

Das neu gebildete Blutgefäss übernimmt die zuführende Rolle verläuft nach aussen von dem primären Gefässbogen, dem äusseren Rande mehr genähert, in der Mitte zwischen den Basen der Kiemenblätter beider Reihen; es verläuft parallel dem primären Gefässbogen von unten nach oben; die erste Vereinigung der Schlingen findet etwas oberhalb (dorsal) von der Mitte des Kiemenbogens statt (Fig. 11). Von dieser Stelle schreitet die Schlingenbildung dorsal und ventral, schneller aber ventral vor (Fig. 12 und 13). Bei der weiteren Vereinigung neuer Schlingen mit dem neugebildeten, zuführenden Gefäss muss selbstverständlich das Blut von dem Hauptgefäss durch die Schlingen, die sich ventral anlegen, in das neue Gefäss einfliessen, um weiter durch die Schlingen, die sich dorsal anlegen, wieder in das alte Gefäss in dieselbe Richtung weiter zu fliessen. Daraus ersieht man, dass die Schlingen, die sich ventral anlegen, im Anfang Blut von dem Hauptgefäss aufnehmen, um es dem neugebildeten Gefäss abzugeben; je mehr sich aber neue Schlingen ventral ausbilden, desto mehr Blut fliesst in das neue Gefäss ein, das nicht von den dorsal neugebildeten Schlingen weiterbefördert werden kann, darum wird die Zirkulation des Blutes in den höherliegenden ventralen Schlingen immer schwächer bis dass sie zuletzt ganz sistiert, um einer Bewegung des Blutes in entgegengesetzter Richtung Platz zu machen; also die Schlingen beginnen Blut aus dem neugebildeten Gefäss aufzunehmen und es in das primäre weiter zu befördern. Dieser Prozess dauert so lange an, bis alle Schlingen ventral angelegt sind. Daraus ersieht man, dass eine Wechselung der Stromrichtung in dem primären und sekundären Blutgefäss nirgends stattfindet, sondern nur in einem Teile der Schlingen vollzieht sich ein allmählicher Wechsel der Stromrichtung, der gar keine Störungen in dem grossen Kreislauf hervorzurufen imstande ist.

Wenn alle Schlingen ventral in Vereinigung getreten sind, ist das neugebildete Gefäss an dem ventralen Ende des Kiemen-

bogens ganz in die Nähe des primären Gefässbogen gelangt; wahrscheinlich tritt es durch eine Kiemenschlinge oder Anastomose in direkte Verbindung mit dem primären Gefässbogen an der Stelle, wo dieser in den Kiemenbogen eintritt und eine stärkere Krümmung macht. Da beginnt das Blut durch diese neue Brücke direkt in das neugebildete Gefäss zu fliessen; die Verbindung wird immer breiter und breiter, bis dass sich die ganze Blutmasse einen Weg durch die Verbindung in das neuentstandene Gefäss bahnt, welches dadurch zur zuführenden Arterie wird; gleichzeitig beginnt eine Verkümmerung der Verbindungsstelle des primären Gefässbogens mit dem Truncus-arteriosus; das dauert so lange an, bis dass der direkte Zusammenhang verschwunden ist. So ist das Blut gezwungen, durch die neue Verbindungsstelle in das neugebildete Gefäss einzufliessen und von da aus durch die Schlingen in den primären Gefässbogen weiter zu fliessen.

Mit dem Verschwinden des direkten Zusammenhanges des primären Gefässbogens mit dem Hauptstrom ist ersterer gezwungen, sein Blut nur durch die Schlingen zu beziehen, die jetzt aus dem sekundären Gefäss Blut weiterbefördern. Das ventrale Ende dieses Gefässbogens hat die Dicke einer Schlinge; in weiterem Verlauf nach oben nimmt die Dicke zu, weil das Gefäss beständig neue Schlingen aufnimmt und umgekehrt verhält sich das neugebildete zuführende Gefäss. An seinem ventralen Ende besitzt es die grösste Dicke, die dorsalwärts dann stetig abnimmt, im Verhältnis zur Abgabe seiner Schlingen an das Hauptgefäss, bis es sich zuletzt in Schlingen vollständig auflöst. Jetzt kann also das Blut nur den folgenden Weg passieren: von dem Truncus-Arteriosus durch das zuführende Gefäss fliesst es weiter in die Schlingen; passiert die Kiemenblätter, und nachdem es in den primären Gefässbogen eingetreten ist, fliesst es weiter fort.

Bei der Entwickelung des Kreislaufes der Kiemen ist es auffallend, dass die erste Anlage der Kapillarschlingen und des zuführenden Gefässes in der Mitte eines Visceralbogens beginnt (Fig. 11); von da aus weiter nach zwei Richtungen hin, ventral und dorsal fortschreitet. Das ist auf den ersten Blick etwas unnatürliches; viel natürlicher wäre es, wenn die Anlage der Kapillaren vom unteren Ende begonnen hätte, dann hätten die Schlingen gleich von Anfang an beständig Blut aus dem zuführen-

den Gefäss ausführen können; dadurch würde der zuerst gebildeten Schlinge und den Schlingen, welche sich ventral von ihm anlegen, der Wechsel in der Richtung des Blutstromes erspart werden. Vielleicht erklärt sich die eigentümliche Lokalisation der ersten Kiemenbildung daraus, dass die Mitte des Kiemenbogens im Anfang für Respirationszwecke mehr begünstigt war, und infolge dessen dürften sich die ersten Kiemenblätter am frühesten dort anlegen; mit der weiteren Vermehrung der Respirationsbedürfnisse aber mussten sich ventral und dorsal neue Kiemenblätter anlegen, wodurch auch eine nachträgliche Verlängerung des Blutgefässes zustande kommt.

Vielleicht kann dies besser aufgeklärt werden, wenn ich die Fische und Amphibienkiemen miteinander vergleiche, was ich in einem späteren Kapitel ausführen will; deswegen lasse ich diese Frage für jetzt dahingestellt.

Ich habe mir sehr viel Mühe gegeben, um zu sehen, ob sich nicht im Anfang auch bei den Teleostiern, wie bei den Selachiern, zwei neue Blutgefässe anlegen, und nachher eine Rückbildung des einen stattfindet; alles Bemühen war aber umsonst: auf der Unmasse von Präparaten, die ich für diesen Zweck verfertigt habe, sah ich überall erst die hinteren Blättchenreihen entstehen und ihre Schlingen das neue Gefäss bilden; nachher entstehen die Schlingen der vorderen Reihe und treten mit dem neugebildeten Gefäss direkt in Verbindung.

Wie ich schon früher bemerkt habe, findet die Entwicklung der Kiemenblätter und der Blutgefässe nicht gleichzeitig bei allen vier Kiemenbogen statt, und auch die Ausbildung der hinteren Reihe geht der vorderen Reihe voraus. Bei einem Embryo von 50 Tagen sind 14 Blätter an der hinteren Seite des ersten Kiemenbogens zu zählen, welche die Länge von 0,06 mm haben, sie sind am kräftigsten von allen anderen entwickelt; die hintere Reihe des zweiten Gefässbogens hat 12 Blättchen über der Epitheloberfläche, die um etwas kürzer sind als die des vorderen Kiemenbogens, der dritte Kiemenbogen 10 kaum über die Oberfläche hervorragende Kiemenblättchen, der vierte lässt noch gar keine über seine Oberfläche vorragen. Die Kiemenbogen selbst differieren auch an Länge und Stärke; während der erste 0,89 mm lang ist, besitzt der vierte nur eine Länge von 0,62 mm, die anderen zwei Kiemenbogen halten eine Mittelstellung.

Die Spitze jedes Kiemenblattes befindet sich andauernd im starken Wachstum, wodurch das ganze Blatt an Länge zunimmt (Fig. 14). Wenn eine gewisse Länge erreicht ist, beginnt das primäre Kiemenblatt sekundäre Kiemenblättchen auszutreiben. Die Art und Weise, wie die sekundären Kiemenblättchen und die Respirationskapillaren zustande kommen, will ich in einem späteren Kapitel ausführlich behandeln, hier aber noch die primären Kiemenblätter weiterverfolgen. Die mancherlei Differenzen, die sich in der Länge der Kiemenblätter verschiedener Reihen, infolge ungleichen Auftretens, zeigen, verwischen sich mit der weiteren Entwicklung immer mehr. In dieser Beziehung sind die Kiemenblätter äusserst unbeständig. Im Anfang sind sie lange Zeit ohne Funktion, weil das ganze Tier von einer derben Schale umhüllt ist, sodass das Wasser die Kiemenblätter nicht umspülen kann. Das Tier verlässt nach 56 Tagen die Eihüllen; zu einer Zeit, wo die Kiemenblättchen schon eine beträchtliche Länge haben und an ihnen die sekundären Kiemenblättchen als kleine Wärzchen auftreten. Von nun an tritt der Kiemenapparat in Funktion und dadurch geht die Entwicklung rascher vor sich. In den Grundzügen der Entwicklung der Kiemenblätter und überhaupt des Kiemenapparates verhalten sich die verschiedenen Kiemenbogen ziemlich gleichartig, im einzelnen aber zeigen sich gewisse Verschiedenheiten, die eine kurze Erwähnung verdienen.

Zur Zeit, wo die Kiemenspalten zustande kommen, sind die Kiemenbogen fast gleich stark, stehen senkrecht zur Längsachse des Tieres, und schliessen sich so dicht aneinander an, dass zuerst das Wasser nicht durchfliessen könnte; dieser Zustand dauert noch einige Tage nach dem Ausschlüpfen der Larven. Mit der Dicken- und Längenzunahme der Larve und damit des Kiemenbogens weichen diese allmählich auseinander, wodurch die Kanäle für das Wasser durchgängig werden. Das Dicken- und Längenwachstum der verschiedenen Kiemenbogen zeigt manche Abweichungen, wobei das erste und letzte Paar sich am extremsten verhalten. Das Erste nimmt infolge seines starken Wachstums eine schlanke Gestalt an, und bei einer Larve von 53 Tagen ist es fast doppelt so lang als das letzte; es verlängert sich stark nach vorn und hat eine Länge von 0,79 mm und eine Breite von 0,19 mm; das vierte Paar dagegen ist kaum 0,45 mm lang,

0,17 mm breit, und deswegen mehr plumper von Gestalt. Die Kiemenblätter des dritten Kiemenbogens überholen alle anderen an Länge, sie sind doppelt so lang als die des ersten Kiemenbogens, und haben schon die vordere Reihe von Kiemenblätter, welche sonst überall fehlt.

Die Entwickelung der sekundären Kiemenblätter.

Wenn die primären Kiemenblätter eine gewisse Grösse erreicht haben, beginnen die sekundären Kiemenblätter sich auszubilden. Eine genaue Schilderung der ersteren muss der Beschreibung der letzteren vorausgehen.

Figur 16 stellt einen Längsschnitt parallel den Kiemenblättern durch den Kiemenbogen eines Embryos von 32 Tagen dar. Die hinteren Kiemenblättchen sind in ihrer ganzen Länge getroffen, genau in ihrer Mitte Knorpel und Gefäss des Bogens sind nur angeschnitten. Die Mesodermpartien der Kiemenblättchen, bei denen noch ein starkes Wachstum andauert, bestehen aus grossen, regelmässig meistens in einer Reihe angeordneten Zellen. Nach der Mitte des Bogens zu wird die Anordnung der Zellen unregelmässig und locker. Die Mesodermpartien der Kiemenblätter sind nach aussen mit einem mehrschichtigen Epithel überzogen, das an der Spitze jedes Blättchens bedeutend dünner ist als an der Basis. Die unterste Schicht besteht aus grossen länglichen sich dicht aneinander schliessenden Zellen, die eine regelmässige Anordnung aufweisen; hingegen sind die Zellen von den übrigen Schichten mehr rundlich, unregelmässig angeordnet und locker verbunden. Die Gefässschlinge jedes Kiemenblättchens ist an der Spitze der Blättchen getroffen, wo sie umbiegt.

Figur 19 stellt einen Querschnitt durch ein Kiemenblättchen desselben Stadiums dar. Er hat eine ovale Form, weil die Blättchen dorsaventral abgeplattet sind. Der äussere Schenkel der Schlinge ist bedeutend dicker als der innere, der noch in Ausbildung begriffen ist. Sie befinden sich an den beiden ausgewölbtesten Stellen des Schnittes und treten das Mesoderm von dem Epithel. Das Mesoderm selbst verdünnt sich in der Mitte des Blattes und seine seitlichen Flächen nähern sich einander. Das Epithel ist umgekehrt an den beiden stark ausgewölbten Spitzen sehr schwach und nimmt nach der Mitte hin sehr stark an Dicke zu, und wird wieder mehrschichtig.

Wenn es nun zur Bildung der sekundären Kiemenblättchen kommt, gerät das Mesoderm auf beiden Seiten des Kiemenblättchens an gewissen Stellen in starkes Wachstum; die Zellen teilen sich rasch in der Richtung der Oberfläche des Kiemenblattes (Fig. 18) und wölben sich warzenförmig vor, das Epithel vor sich her treibend, welches sich auf der Spitze der Erhebung verdünnt und zweischichtig wird Das Epithel bildet dadurch, wie bei dem Auftreten der primären Kiemenblätter, ein kleines Wärzchen, welches die erste Anlage eines sukundären Kiemenblättchens darstellt. (Fig. 18.) Gleichzeitig damit stülpen sich die beiden Schenkel der Gefässschlinge an der Stelle aus, wo eben das Mesoderm im starken Wachstum begriffen ist und ihre Auswüchse dringen dem Rande des Blättchens folgend, wie es scheint in das Mesoderm ein. Diese Ausbuchtungen der Gefässschlingen dringen immer weiter vor, indem sie sich ganz fein verjüngen. Es scheint, dass das Respirationsgewebe, weil es ziemlich locker ist, dem Eindringen der Ausbuchtungen keinen besonderen Widerstand entgegenstellt. Wo sich die Capillaren von den beiden Seiten treffen, verschmelzen sie miteinander (Fig. 19 A, B, C) und bilden ein ganz feines ununterbrochenes Kanälchen, das die beiden Schenkel unmittelbar miteinander in Kommunikation setzt, dadurch kann das Blut von dem einen Schenkel durch das Respirationsgewebe in den andern fliessen. Im Anfang ist der Kanal so eng, dass ein Blutkörperchen der Länge nach kaum durchdringen kann. (Fig. 20 A, B, C.)

In ihrer Entwicklung erinnern somit die sekundären Kiemenblättchen in einigen Punkten an die primären. In beiden Fällen vollzieht sich eine das Epithel vor sich ausbuchtende Wucherung des Mesoderms, die das Zustandekommen der beiden Arten von Blättern veranlasst. In der Ausbildung der Capillaren dagegen unterscheiden sich die sekundären Kiemenblättchen von den primären; bei den sekundären Kiemenblättchen bildet sich erst das Blättchen aus und dann dringen die aus den beiden Schenkeln sich ausbildenden Schlingen darin ein, die sich ihrerseits, nachdem sie sich an seiner Spitze vereinigt haben, weiter verzweigen; bei den primären Kiemenblättern entsteht zuerst die ganz feine Schlinge, alsdann gerät das Mesoderm in Wachstum und veranlasst sie, sich zu krümmen. Die Spitze eines sekundären Kiemenblättchens befindet sich beständig in starkem

Wachtum und biegt sich etwas nach unten um; selbst das Blatt flacht sich ab, weil dadurch eine grössere Respirationsfläche erzielt wird. Die Kanälchen nehmen etwas an Dicke zu. Mit ihrer weiteren Entfaltung büssen die sekundären Kiemenblättchen immer mehr ihren compacten Charakter ein. Das Epithel lockert sich mehr oder minder auf, die Zellen runden sich mehr oder weniger ab und verlieren ihre radiäre Anordnung. Es findet wahrscheinlich die Volumzunahme der Kiemenblättchen nicht nur durch eine andauernde Teilung der Mesodermzellen statt, sondern ist auch auf eine starke Auflockerung der letzteren zurückzuführen. Gleichzeitig mit diesem Prozess zerfällt das im Anfang feine Kanälchen in viele Capillaren, die sich zwischen den einzelnen Mesodermzellen verbreiten und allmählich ein ganzes Netzwerk von feinen Capillaren ausbilden, die das Kiemenblättchen durchziehen. Das geschieht auf folgende Weise: Die Capillare bildet feine Ausstülpungen, die sich zwischen die einzelnen Mesodermzellen einschieben; diese secundären Capillaren bilden andere Kanälchen etc., die sich treffen, miteinander verschmelzen und ganz dünne ununterbrochene Kanälchen ausmachen, welche sich zwischen alle einzelnen Zellen hindurchziehen. (Fig. 21 A, B, C, D.)

Bei ihrem Eintritt zerfallen die zwei Schlingen des sekundären Kiemenblättchens, die ich kurzweg Vene und Arterie des sekundären Kiemenblättchens nenne, in eine Unmasse von Capillaren, die sich in dem ganzen Mesoderm des Blättchens verbreiten. Dieses Respirationsgewebe ist einschichtig, wie auch das Capillarnetzwerk, was man sehr gut aus einem Querschnitt durch ein sekundäres Kiemenblättchen ersehen kann. (Fig. 22.) Nach aussen ist das Respirationsgewebe von einer dünnen membranösen Schicht überzogen, die eine faserige Structur aufweist, mit flachen, spärlichen Zellkernen versehen ist, und als Schutz dient. Sie ist nicht eine spätere Differenzierung des Epithels, sondern ist dieselbe äusserste Epithelschicht, die wir früher bei ganz jungen Embryonen, beim Zustandekommen der Kiemenspalten, sahen. (Fig. 22.) Die innere Schicht jedes secundären Kiemenblättchens besteht aus grossen, ovalen Zellen, die eine mesodermale Entstehung haben; sie scheinen nicht im Zusammenhang miteinander zu stehen, wenigstens habe ich zwischen benachbarten Zellen keine Protoplasmaanastomosen beobachtet.

Nach Fräulein Dr. Plehn haben diese Zellen die Aufgabe, die beiden Oberflächen auseinander zu halten, sie sind Stützzellen. Wir haben uns also das ganze Capillarsystem als ein Netzwerk vorzustellen, das sich zwischen den einzelnen Stützzellen ausbreitet. Diese Schicht ist nach aussen durch die dünne epithelische Schutzschicht von dem Wasser getrennt, so dass der Gasaustausch direkt durch diese Wand leicht stattfindet. Die Stützzellen wachsen und vermehren sich, wie die Zellen jedes Gewebes, und habe ich sehr oft in Karyokinese begriffene Zellen beobachtet. Auf Querschnitten scheint die ganze Gewebsmasse mit Blut durchtränkt zu sein. Fig. 23 A, B, C, D stellt vier auf einander folgende Schnitte dar, wo man diese Verhältnisse sehr gut sehen kann.

Im Anfang sind die Gefässschlingen der Kiemenblätter unmittelbar von einer ganz dünnen Haut vom Mesoderm umgeben, später verdickt sich diese Hülle, was dadurch zustande kommt, dass die unmittelbar dem Schenkel angrenzenden Gewebspartien eine faserig bindegewebige Struktur erhalten, worin spärliche kleine Zellkerne zerstreut sind, die durch feine Anastomosen mit einander in Verbindung stehen. Stellenweise zeigt die Wand nur eine Zellreihe, an anderen Stellen aber zwei Reihen von Kernen. Die sekundären Kiemenblätter entspringen nur von der ventralen und dorsalen Seite eines Kiemenblattes, während dessen hintere und vordere Seite frei von sekundären Kiemenblättern bleibt. Die secundären Kiemenblätter der beiden Seiten eines primären Kiemenblattes alternieren miteinander; ebenso alternieren die zugekehrten Kiemenblättchen zweier benachbarter primärer Kiemenblätter. Zur Erläuterung gebe ich noch Fig. 24, die uns die Verhältnisse bei einem fast vollkommen entwickelten Kiemenblatt darstellt.

Nachdem ich die Entwicklung des Respirationsgefässsystems verfolgt habe, sei es mir gestattet, noch einiges über die Entwicklung des nutritiven Gefässsystems zu sagen. Es handelt sich hier um Gefässe, über deren Funktion die Meinungen der verschiedenen Autoren auseinander gehen. Ich will gleich betonen, dass ich mich mit Sicherheit überzeugen konnte, dass Blutkörperchen in diesen Gefässen vorkommen. Wenn ich Blut-

körperchen in diesen Gefässen gefunden habe, so war das nicht weit von den Respirationsgefässen, welche die nutritiven Gefässe durchbohren, und kann man wohl denken, dass sie aus diesen herstammen. Im Grossen und Ganzen erschienen mir diese Gefässe leer. Ob sie ein nutritives Gefäss sind oder Lymphgefässe, lasse ich dahingestellt; ich will nur kurz ihre Entstehung verfolgen. Diese Gefässe legen sich bedeutend später als die Respirationsgefässe an. Erst nachdem die primären Gefässbogen Schlingen ausgebildet haben, die ihrerseits sich miteinander verbinden und das neue zuführende Gefäss zustande gekommen ist, zeigen sich im Mesoderm jedes Kiemenbogens die nutritiven Gefässe als zwei kleine seitliche Spalten, die parallel den Gefässbogen verlaufen. Nach meinen Beobachtungen legen sie sich in der Mitte des Kiemenbogens an, und von hier aus schreitet ihre Ausbildung nach den beiden Enden des Bogens, dorsal und ventral weiter. Bei etwas vorgeschrittenen Stadien haben die Spalten eine mehr rundliche Form angenommen und verlaufen seitlich zwischen den zu- und abführenden Gefässen des Kiemenbogens. Sie werden von dem äusseren Schenkel der Schlingen durchbohrt, sodass es auf einer Schnittserie, die parallel dem Kiemenbogen ausgeführt ist, den Eindruck macht, als ob sich die Schlingen in zwei Längsgefässe ergiessen. An den Stellen, an denen diese Gefässe von den Schlingen durchbohrt werden, zeigen sie in reichlicher Menge Blutkörperchen, und weil die Schlingen im Anfange sehr dicht beieinander stehen, und ganz dünnwandig sind, scheinen die Gefässe bei oberflächlicher Betrachtung wirklich Blut zu besitzen, so macht es den Eindruck, als ob die Schlingen zwei neue Gefässe angelegt haben, die man mit den zwei neu ausgebildeten Gefässen beiden Selachiern für identisch erklären könnte. Wenn man aber die Schnittserien sorgfältig verfolgt, wird man sich leicht überzeugen können, dass diese Gefässe mit den Respirationsgefässen nichts zu thun haben.

Die Mesodermzellen der Kiemenblätter verdichten sich immer mehr zu dem zuführenden inneren Schenkel der Schlinge der kurzweg Kiemenblattarterie genannt wird, während um den anderen Schenkel das Mesoderm eine faserige Struktur annimmt, worin stellenweise kleine Kerne liegen. Mit dem vorschreitenden Alter gehen aber immer mehr Zellen zum Knorpel über und die Mitte des Kiemenblattes bekommt eine lockere Beschaffenheit;

später aber verschwinden alle Zellen samt ihren Kernen, und es bleibt ein grosser, breiter Kanal, der das ganze Blatt der Länge nach durchzieht. Im Anfang ist er von fadenförmigen Strängen durchzogen, die aber später auch verschwinden, sodass er sich einheitlich zeigt.

Die Kanäle treten erst an der Basis jedes Kiemenblattes auf und dringen dann immer mehr in die letzteren ein. Noch im Anfange sind sie in Kommunikation mit den Hauptgefässen; diese verlaufen anfangs sehr gerade in den Kiemenbogen, mit dem Zustandekommen der Knorpelradien aber nehmen sie einen geschlängelten Verlauf an, weil sie sich nach aussen von den Knorpelradien umbiegen müssen.

Sobald die Kapillaren und die sekundären Kiemenblättchen sich ausgebildet haben, sieht man regelmässig in diesen Gefässen Blutkörperchen, besonders an den Basen der sekundären Kiemenblättchen. Hier sind sehr oft nicht nur die sekundären Kiemenblättchen, sondern auch das maschenförmige Mesoderm mit Blut durchtränkt. Später aber, wenn sich ein einheitlicher Kanal ausgebildet hat, und die Maschen verschwinden, befindet sich das Blut direkt in den Kanälen. Nach früheren Meinungen tritt das Blut infolge des starken Druckes, der in den Kapillaren herrscht, in das Mesoderm und später in die Gefässe ein.

Später bekommen alle Gefässe eigene Wände und dadurch eine bestimmte Selbständigkeit.

Nach Dohrn differenziert sich der Knorpel der Kiemenbogen durch Verdichtung seiner Mesodermzellen. Diese Verdichtung beginnt in der Mitte des Kiemenbogens und schreitet dorsal und ventral gleichzeitig in beiden Richtungen fort; es soll sich jeder Kiemenbogen als ein einheitliches Stück anlegen, das später eine Gliederung in mehrere Stücke erleidet. Nach meinen Beobachtungen hingegen beginnt die Vorknorpelbildung nach innen von dem Gefässbogen gleichzeitig durch den ganzen Kiemenbogen hindurch (Fig. 2). Im Anfang sind die Mesodermzellen in allmählich abnehmender Dichte nach der Peripherie angeordnet, sodass eine Grenze zwischen dem neugebildeten Knorpel und dem übrigen Gewebe nicht wahrzunehmen ist. Um diese Zeit unterscheiden sich die Zellen histologisch nicht von

den übrigen; mit der weiteren Differenzierung aber erleiden sie eine gründliche Umwandlung. Es kommt eine Grenze zwischen Knorpel und dem übrigen Mesoderm dadurch zustande, dass die Kerne der Knorpelzellen sich bedeutend vergrössern und infolge dessen dem Knorpel ein anderes Aussehen verleihen. Nach aussen ist der Knorpel von dem Mesoderm getrennt, durch das Perichondrium, eine Schicht verlängerter Zellen, die durch bindegewebige Fasern miteinander verbunden sind.

Zu der Zeit, in der der Knorpel entsteht, ist er durch eine dicke Schicht Mesoderm von dem Gefässbogen getrennt; mit seinem weiteren Wachstum aber gehen immer mehr Mesodermzellen in ihn über; dadurch nimmt er nach allen Seiten an Dicke zu, sodass er zuletzt unmittelbar an die Gefässwand zu liegen kommt (Fig. 24). Im Anfang hat er die Form eines einheitlichen, runden, gekrümmten Stabes, später aber zerfällt er in vier Stücke, krümmt sich etwas mehr und umgreift das abführende Gefäss, sodass es den Eindruck macht, als ob das Gefäss in einer Rinne des Knorpels verläuft.

Die Knorpelradien kommen auch durch Verdichtung der Mesodermzellen zustande; die Verdichtung beginnt mehr basal in der Nähe des inneren Schenkels der Kiemenblattvene. Im Anfange unterscheiden sich auch hier die Knorpelzellen nicht von den übrigen, um dann mehr und mehr eine Bläschenform anzunehmen. Infolge starker Saftaufnahme werden die Zellwände nach aussen stark gespannt und pressen sich dicht aneinander. Es treten beständig neue Zellen zu dem Knorpel über. Die Kiemenradien wachsen mit der Verlängerung der Kiemenblätter. Die Verlängerung vollzieht sich nach zwei Richtungen hin — gegen die Spitze des Kiemenblattes schneller, solange das Wachstum des Blattes andauert und gegen die Mitte des Kiemenbogens langsamer, bis dass er in der Nähe des abführenden Gefässes anlangt. Das Dickenwachstum des Kiemenradien dauert solange an, bis alles mesodermale Gewebe, mit Ausnahme einer dünnen unter dem Epithel lagernden Grenzschicht, in dem Knorpel einbezogen ist.

Frühere Autoren haben in der Achse des Kiemenradius einen Hohlraum beschrieben. Derselbe ist nicht vorhanden; er wird nur dadurch vorgetäuscht, dass die Zellen in ihrer Mitte stark lichtbrechend sind.

Allgemeine Beobachtungen über die Entstehung der Kiemenblätter.

Es ist sehr wichtig, entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen, welche Herkunft die Kiemenblätter haben. Die allgemeine Auffassung, die sich an die Untersuchungen von Rathke stützt, ist, dass die Kiemen entodermale Entstehung haben. Die Gründe für diese Annahme bestehen darin, dass die Kiemenblätter an den Wänden der Kiemenbogen, tief in den Kiemenspalten, ansitzen, und dass bei der Bildung der Kiemenspalten sich die Ausstülpung der Rachenhöhle dicht bis unter die Haut vordringt, während letztere nur eine geringe Einsenkung der entodermalen Ausstülpung entgegenschickt. In seiner Entwicklungsgeschichte der Unke 1875 hat Götte die Meinung ausgesprochen, dass ausser den Cyclostomen alle anderen Fische Kiemen von ectodermaler Herkunft besitzen. Leider hat er diese Meinung ausgesprochen, ohne sie näher zu begründen und ist sie bis jetzt ganz unberücksichtigt geblieben.

Während meiner Beobachtungen bei der Forelle ist mir die Richtigkeit der herrschenden Meinung ganz zweifelhaft geworden, und scheint mir die Annahme Goettes die richtige zu sein.

Es fragt sich nun wo ist die Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm zu ziehen, und ob nach innen oder nach aussen von dieser Grenze die Kiemenblätter gebildet werden. Die Vereinigung von dem Ectoderm und Entoderm vollzieht sich in den Kiemenspalten sehr früh, ohne dabei irgend ein Kennzeichen zu hinterlassen, nach dem wir die Grenze zwischen diesen zwei Epithelien erkennen könnten.

Mir bleibt nichts übrig, alt andere Anhaltspunkte ausfindig zu machen. In der That sind noch zwei solche gegeben, die ich als vollkommen genügend betrachte, um annehmen zu können, dass die Kiemen bei den Knochenfischen eine ectodermale Herkunft haben. Wie wir früher sahen, legen sich die Gefässbogen dicht unter dem Ectoderm, an der äusseren Seite jedes Kiemenbogens an. Im weitere Verlauf dern Entwicklung aber wachsen am stärksten diejenigen Mesodermzellen, die sich nach aussen von dem Gefässbogen befinden; die Mesodermzellen also, die unmittelbar an dem Ectoderm anliegen, wachsen am stärksten und nur sie allein bilden den charakteristischen Septalwulst aus. Bei ihrem Wachstum üben die Zellen auf das unmittelbar angrenzende

Ectoderm einen starken Druck aus, und zwingen es, sich zu vermehren. Es wäre eine ganz unwillkürliche Erklärung, wenn man sagen würde, dass diese ganze Ectodermpartie unbeeinflusst von dem darunter in Vermehrung begriffenen Mesoderm nur vorwärts getrieben würde, und dass das Epithel für die Strecken, die sich jetzt ausbilden durch ein Nachschieben von dem Entoderm her geliefert würde. So lange nicht sichere Anhaltspunkte für eine solche Meinung sprechen, müssen wir naturgemäss annehmen, dass die Zellen, die sich unmittelbar unter dem Druck befinden, in Vermehrung geraten und das Epithel für die Septalwulste liefern.

Ich habe früher das Wegsamwerden der Kiemenspalten nicht beschrieben, um später eine genauere Schilderung geben zu können, die uns eine bessere Klarheit über die strietige Frage verschafft. Im Anfang sind die Kiemenbögen auf frontalen Schnitten von kreisrunder Gestalt, dicht aneinander gepresst, und von einer Schicht regelmässig angeordneter Cylinderzellen überzogen, die durch eine Verschmelzung des Ektoderms mit dem Entoderm zu Stande gekommen ist. Die Verschmelzungsstelle gibt uns aber keinen Aufschluss darüber, wo die Grenze zwischen dem Ectoderm und Entoderm zu ziehen ist, da sie bald verwischt wird. Ausserdem ist die Oberfläche des Embryos von der Deckschicht des Ectoderms überzogen, die sich über die um diese Zeit soliden Kiemenspalten wegzieht und noch in keine Verbindung mit dem Entoderm getreten ist.

Infolge der oben beschriebenen eigentümlichen Ausbildung der Septalwülste, durch das Wachstum des ausserhalb der Gefässbögen befindlichen Mesoderms, bildet das Ectoderm aussen eine Einsenkung in die Kiemenspalten. Da inzwischen die Kiemenbögen auseinander rücken, und der Darm wegsam geworden ist, schiebt sich sein Lumen zwischen die Kiemenspalten ein, welche in ihrem entodermalen Abschnitt jetzt auch von der epithelialen Deckschicht ausgekleidet sind. Auf diese Weise kommt ein Kanal zwischen den einzelnen Kiemenbögen zu Stande, der aber von einer ganz dünnen einschichtigen Membran verschlossen ist, und eine Kommunication des Darmes nach aussen verhindert. Diese Verschlussstelle rührt von der äusseren Deckschicht, d. h. von dem Ectoderm her, und befindet sich in gleicher Lage mit den Gefässbögen. Sie trennt jede Kiemen-

spalte in zwei Teile, einen äusseren, der nach dem oben ausgeführten von der Einsenkung des Ectoderms herrührt, und einen inneren, der durch die Ausbuchtung des Darmlumens zu Stande gekommen ist. Diese Verschliessstelle erhält sich nach dem die Kiemenblätter schon aufgetreten sind, noch weiter, sogar bis zum Ausschlüpfen des Embryos aus der Eischale. Dadurch können wir mit Sicherheit entscheiden, ob die Kiemenblätter im äusseren oder im inneren Teil des Kanals auftreten. Ohne Ausnahme treten die Kiemenblätter ausserhalb der Verschlussstelle auf, weshalb sie eine ectodermale Herkunft haben müssen.

Die Entwickelung aller Knochenfischkeimen spielt sich genau so ab, wie bei der Forelle, deswegen ist es sicher anzunehmen, dass alle Knochenfische ectodermale Kiemen besitzen.

Leider stand mir gar kein Material von Ganoidfischen zur Verfügung, um auch hier zu sehen, ob die Kiemen dem Ectoderm oder dem Entoderm ihre Entstehung verdanken. In der Arbeit von Prof. B. Salenski. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Acipenseriden Aapenser ruthenis (russisch), konnte ich recht wenig über die Entwickelung der Kiemen finden. Die Frage, ob die Kiemen ectodermal oder entodermal sind, lässt er unberücksichtigt. Aus den Abbildungen sieht man aber, dass auch hier im Anfang die Gefässbogen ganz in der Nähe des Epithels — Ectoderm — verlaufen (siehe Abbildung 127—129, Taf. XIV), und es ist sehr wahrscheinlich, dass sie auch ectodermal sind.

Die Entwickelung der Ganoidkiemen ist noch nicht verfolgt. Vollkommen ausgebildete Tiere haben einen Kiemendeckel und keine Scheidewände; in dieser Beziehung stimmen sie mit den Knochenfischen überein. Nach Fr. W. Müller legen sich bei den Ganoiden zwei neue Blutgefässe an, die die abführende Funktion übernehmen; in dieser Beziehung stimmen sie also mit den Selachiern überein. Ob aber die Ganoidfischkiemen eine Mittelstellung zwischen Selachier und Teleostiernkiemen halten, wie man gewöhnlich annimmt, lässt sich sehr schwer sagen, dazu ist eine nähere Verfolgung der Entwickelung der Ganoidfischkiemen notwendig.

Im Anschluss an meine Untersuchungen über Teleostier habe ich noch einige Beobachtungen über die Entwickelung der Selachierkiemen angestellt. Denselben zufolge verhält sich die Sache, wie es scheint, bei Selachiern genau so, wie bei den

Teleostiern. Hier treten die Kiemenblätter erst an den Rändern der Kiemenbogen, an den äussern Öffnungen der Kiemenspalten auf. Es bildet sich nicht erst die Scheidewand und dann die Kiemenblätter, sondern die beiden Reihen Kiemenblättchen und die Scheidewände treten unabhängig von einander auf, ja es legt sich sogar die Scheidewand ein wenig später als die Kiemenblätter an. Hier biegen sich die Kiemenschlingen bei ihrer Ausbildung nicht nach innen, sondern nach aussen um, und bildet jede Reihe für sich nach innen von dem primären Gefässbogen je ein neues Blutgefäss, welche die abführenden Gefässe werden. Das Material, das mir zur Verfügung stand, war leider keineswegs genügend. Ueber die Entwickelung der Selachierkiemen haben früher S. L. Schenk in Wien und Dohrn geschrieben. Schenk sagt, dass die Kiemenfäden, d. h. die äussern Kiemen, die sich später in bleibende Kiemen umwandeln (Dohrn), eine ectodermale Entstehung haben. Diese Annahme stützt sich aber nicht auf eigene Untersuchungen, sondern auf die früher allgemein herrschende Auffassung, dass das Ectoderm sehr tief in den Darmkanal hinabreiche, so dass nicht nur die äussere Seite der Kiemenbogen, sondern auch ihre innere Seite nur vom Ectoderm überzogen ist, und dass das Entoderm gar keinen Anteil an der Umhüllung der Kiemenbogen nimmt. Nachdem diese Auffassung sich als unrichtig erwiesen hat, ist die Begründung der Schenk'schen Annahme hinfällig geworden. Dohrn sagt in seinen Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, dass die Kiemen bei den Selachiern mit Entoderm überzogen sind; er nennt sie aber mesodermal, weil er dem Mesoderm die Hauptbedeutung zuschreibt. Wahrscheinlich ist es, dass die Kiemen auch hier ectodermale Entstehung haben, und dass sowohl die Teleostiern, als auch die Ganoiden und Selachier ectodermale Kiemen haben.

Gewöhnlich werden die Knochenfischkiemen von den Selachiernkiemen abgeleitet. Man nimmt an, dass infolge der Ausbildung des Kiemendeckels bei den Knochenfischen sich die Scheidewände, die bei den Selachiern von jedem Kiemenbogen entspringen, und dessen Kiemenblätterreihen voneinander trennen, rückgebildet haben. Diese Rückbildung hätte dann weiter zur Folge gehabt, dass statt zweier neuer Gefässe nur eines neu gebildet wird. Die Entwickelung der Knochenfischkiemen giebt

uns aber manche Thatsachen, welche nicht für eine unmittelbare Ableitung von den Selachiernkiemen sprechen.

Wiederholen wir kurz die Hauptunterschiede in der Entwickelung der beiden Gruppen:

Bei den Selachiern entwickeln sich die Kiemenblätter an den Kiemenbogen, und dabei gleichzeitig mit ihnen die Scheidewände; bei den Teleostiern entwickeln sich erst die Septalwülste, und dann an ihnen die Kiemenblätter. Bei den erstgenannten Fischen biegen sich bei ihrer Ausbildung die Kiemenblattschlingen nach aussen um und bilden nach innen von dem primären Gefässbogen zwei neue Blutgefässe, die die abführende Funktion übernehmen. Bei den letztgenannten Fischen biegen sich die neugebildeten Schlingen nach innen um, und bilden nur ein einziges Blutgefäss, welches zum zuführenden wird. Die Radien der Teleostier liegen in den Kiemenblättchen und sind wie diese zweireihig angeordnet. Die Kiemenradien der Selachiern gehören den Septen an. Die Entwickelung der Knochenfischkiemen geht ganz einfach vor sich; es werden keine Gefässe oder dergleichen angelegt, um später rückgebildet zu werden, sondern die zuerst angelegten Teile bleiben dauernd bestehen.

So weisen die Selachierkiemen und Teleostierkiemen auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt, von dem sie sich eine jede in einer besonderen Weise und unabhängig von einander entwickelt haben.

Ausser den Fischen atmen noch die Amphibien während ihres Larvenlebens mit Kiemen. In dieser Klasse treten zwei Arten von Kiemen auf. Erstens die äusseren Kiemen (Hautkiemen), die bei den Urodelen während des Larvenlebens erhalten bleiben, hingegen bei den Anuren frühzeitig verloren gehen; und zweitens die inneren Kiemen, für welche man lange Zeit eine entodermale Abkunft annahm. Diese letzteren kommen nur bei den Anuren zur Ausbildung, und besorgen allein die Respiration, nachdem die äusseren Kiemen rückgebildet worden sind. Bei den Urodelen werden keine inneren Kiemen angelegt. Wie Götte, so ist auch Maurer zum Resultat gekommen, dass die äusseren wie die inneren Kiemen der Amphibien ectodermaler Herkunft sind, Maurer erblickt hierin einen wichtigen Unterschied zu den Fischen, denen er entodermale Kiemen zuschreibt. Wie Götte mit Recht hervorgehoben hat und meine Unter-

suchungen im einzelnen bewiesen haben, ist der von Maurer angenommene Unterschied nicht vorhanden, da auch die Fischkiemen ectodermaler Abstammung sind. Maurer's Angabe bei Amphibien weichen von den meinen bei den Teleostiern noch in einem Punkte ab. Nach ihm legt sich das neue Gefäss erst selbstständig an und tritt dann durch Schlingen in Verbindung mit dem primären Gefäss. Allerdings hat Maurer diesen Prozess nicht genau verfolgt, vielleicht kommt auch hier das neue Gefäss durch die Vereinigung der Kiemenblattschlingen zu Stande, wie bei den Teleostiern; bei den Amphibien legen sich die äusseren Kiemen an dem oberen Ende der Kiemenbogen an; bei den Fischen hingegen bilden sich die ersten Kiemenblättchen oberhalb der Mitte, nachträglich wachsen aber nach oben von diesen neue Blättchen heraus.

Ein sehr wichtiges Resultat der Maurer'schen Untersuchungen ist ferner der Nachweis, dass zwischen den äusseren Kiemen und den inneren Kiemen der Amphibien kein prinzipieller Unterschied ist. Die äusseren Kiemen sind nur stark entwickelte und frühzeitig aufgetretene innere Kiemen, sie liegen mit ihnen in einer Reihe.

Den Grund, warum bei den Amphibien sich provisorisch die sogenannten äusseren Kiemen entwickeln, um später durch die inneren Kiemen verdrängt zu werden, findet Maurer darin, dass die Amphibien keinen Dottersack besitzen, der vorübergehend eine respiratorische Funktion verrichten könnte, wie das bei den Teleostiern der Fall ist. Diese Annahme scheint mir vollkommen richtig zu sein.

Bei den Fischen legen sich die ersten Kiemenblätter über der Mitte des Kiemenbogens an, weil wahrscheinlich diese Stellen zur Respiration mehr begünstigt sind. Wenn also jetzt die Fische den Dottersack, der provisorisch eine respiratorische Funktion verrichtet, verloren hätten, und dadurch sich eine Notwendigkeit von provisorischen Kiemen entwickelt hätte, so müssten sie sich an solchen Stellen entwickeln, die am besten zur Respiration geeignet sind. Das Auftreten der ersten Kiemenblättchen giebt uns einen Wink, wo die betreffende Stelle ist. Diese Möglichkeit ist bei den Amphibien gegeben. Hier fehlt der Dotter, es sind also frühzeitig die Kiemen unentbehrlich; sie treten auch in der That an der Stelle auf, wo ungefähr bei den Fischen die erstkn Kiemenblättchen sind.

Die äusseren Kiemen der Urodelen erreichen eine stattliche Ausbildung und sind mit Hilfe der Haut und Darmatmung, die bei den Amphibien so stark verbreitet ist, vollkommen im Stande, allen Respirationsbedürfnissen während des ganzen Larvenlebens zu genügen, deswegen wird die weitere Entwickelung der übrigen Blättchen nicht notwendig. Bei dem anderen Teil der Amphibien, bei den Anuren, bilden sich erst die äusseren Kiemen, diese können aber nicht die stattliche Entfaltung wie bei den Urodelen erreichen, weil dies vom Kiemendeckel verhindert wird.

Von dem gewonnenen Standpunkt aus komme ich auf die Kiemen der Dipneusten zu sprechen.

Bekanntlich besitzt Protopterus dauernd, Lepidosirer und Polypterus auf jungen Stadien büschelförmige Hautkiemen wie die Urodelen. Nach meinen Auseinandersetzungen kann es wohl nicht zweifelhaft sein, dass Dipneusten und Gonoiden in der Entwickelung ihrer inneren Kiemen von den übrigen Wirbeltieren keine Ausnahme machen, dass somit ihre innere Kiemen ebenfalls ectodermal sind. Dann gilt sicher für sie das Gleiche, wie für die Anuren; die Hautkiemen sind die frühzeitig und stark entwickelten oberen Enden des Kiemenapparates. Wir haben für diese Auffassung um so mehr recht, als auch die gleichen Bedingungen gegeben sind, welche bei den Amphibien die früzeitig starke Entwickelung der Hautkiemen nötig machen; es fehlt der Dotterkreislauf und damit das wichtige Atmungsorgan für das Larvenalter. Diese Erwägungen haben systematisches Interesse. Man hat somit die äusseren Kiemen der Dipneusten als Beweis für eine nähere Verwandtschaft mit den Amphibien herangezogen. Dazu liegt kein Grund vor. Offenbar liegt in beiden Fällen die Wirkung konvergenter Züchtung vor, in beiden Fällen haben sich die Kiemen, welche bei allen Wirbeltieren einander homolog sind, an bestimmten Stellen aussergewöhnlich entwickelt, um den Mangel des Dotterkreislaufs auszugleichen.

Bevor ich meine Arbeit schliesse, fühle ich mich verpflichtet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Richard Hertwig für die in reichem Maasse empfangene Anregung und Unterstützung innigst zu danken. Der Bayer. Landesfischzucht-Anstalt in Starnberg danke ich für das mir in lieberalster Weise zur Verfügung gestellte Material.

München, Ende Mai 1901.

Nachtrag.

Meine Arbeit war schon abgeschlossen, als ich die Abhandlung von Götte über die Kiemen der Fische bekommen habe, so dass ich sie nicht mehr berücksichtigen konnte. Eine Umarbeitung schien mir überflüssig zu sein, weil wir im Grossen und Ganzen übereinstimmen. Es freut mich sehr, dass meine Beobachtungen sich als richtig erweisen und dass ich die Angaben Götte's bestätigen kann.

Bezüglich seiner Behauptung, dass die Spritzlochkieme eine entodermale Herkunft hat, habe ich zu bemerken, dass die Bilder, welche ich erhalten habe, zunächst für diese Auffassung sprechen. Ich halte sie aber nicht für beweiskräftig. Offenbar liegen in der Gegend des Spritzlochs sehr komplizierte Verhältnisse vor. Wie ich schon früher erwähnt habe, kommt die Kiemenspalte zwischen dem Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen in etwas anderer Weite zu Stande, als die übrigen Kiemenspalten. Hier findet nämlich sehr früh eine Einsenkung des Ectoderms in das Mesoderm statt; wie erwähnt, war dieser Prozess bei meinen allerjüngsten Stadien von 25 Tagen vollzogen. Ich fand überall eine starke Einsenkung zwischen dem Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen, die den ersteren umgreift und in Communication mit dem Spritzloch steht. Vielleicht findet hier bei den früheren Larvenstadien eine grosse Umwälzung statt, die uns berechtigt, einen gewissen Zweifel an der entodermalen Entstehung der Spritzlochkieme zu hegen.

Ich habe daher die Verhältnisse des Spritzlochs zunächst nicht berücksichtigt, hoffe aber in einer späteren Arbeit auf sie zurückzukommen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI und XXII.

Allgemeine Zeichen.

abfg.	= Abführendes Gefäss	*pkb.*	= primäres Kiemenblatt
ch.	= Chorda	*skb.*	= sekundäres Kiemenblatt
D.	= Darm	*spl.*	= Spritzloch
ect.	= Ectoderm	*spw.*	= Septalwulst
Kn.	= Knochen	*zfg.*	= zuführendes Gefäss
Kr.	= Kiemenradien	*I. Kb.*	= Erster Kiemenbogen
Ksp.	= Kiemenspalte	*II. Kb.*	= Zweiter Kiemenbogen
lg.	= Lymphgefässe	*III. Kb.*	= Dritter Kiemenbogen
m.	= Mesoderm	*IV. Kb.*	= Vierter Kiemenbogen.

1. Querschnitte durchd ie Kiemen-Region: a) durch das Spritzloch, b) durch die zweite Kiemenspalte.
2. Horizontallängsschnitt durch die Kiemen-Region nur die linken drei Kiemenbogen gezeichnet.
3, 4, 5, 6, 7, 8,9. Querschnitte durch Kiemenbogen von verschiedenem Alter.
10. Längsschnitt durch einen Kiemenbogen senkrecht der Kiemenblättchen.
11, 12, 13. Schematische Darstellung von der Entstehung des zuführenden Gefässes.
14, 15. Querschnitte durch Kiemenbogen von etwas älteren Embryonen.
16. Längsschnitt durch einen Kiemenbogen parallel mit den Kiemenblättchen.
17. Querschnitt durch ein junges Kiemenblatt.
18. Längsschnitt desgleichen.
19. A. B. C. Drei aufeinander folgende Querschnitte durch ein Kiemenblatt, zur Zeit der Ausbildung der sekundären Kiemenblättchen.
20. A. B. C. D. Vier aufeinander folgende Schnitte durch zwei nebeneinander stehende Kiemenblätter von etwas älterem Stadium.
21. A. B. C. D. Dasselbe von einer weiteren Entwickelung.
22. A. B. C. D. Dasselbe von einer ziemlich vollkommenen Entwickelung.
23. Längsschnitt durch ein Kiemenblatt desselben Alters, gleichzeitig auch die sekundären Kiemenblättchen treffend.
24. Querschnitt durch einen Kiemenbogen desselben Alters.

Literaturverzeichnis.

1. Rathke, Heinrich: Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere. Doropat 1829.
2. Baer, Karl Ernst: Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische nebst einem Anhange über die Schwimmblase.
3. Dohrn, A.: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers (IV Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, Bd. V).
4. Maurer, F.: Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei den Teleostiren.
5. Müller, F. W.: Ueber die Entwickelung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus.
6. Schenk, S. H: Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwickelung (Sitzungsberichte der matemat.-naturwissenschaftlichen Klasse der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften XXI. Band, II. Abt. 1875.
7. Salenski: Ueber die Entwicklungsgeschichte der Acipenreriden Acipenser rutenus Kazans 1880 (russisch).
8. Goette A.: Die Entwickelungsgeschichte der Unke.
9. Derselbe: zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierkiemen, Zoolog. Anz. I, 1878.
10. Wiedersheim: Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere 1898.
11. Plehn, Marianne: Zum feineren Bau der Fischkiemen (Vorläufige Mitteilungen), Zoolog. Anzeiger Bd. XXIV, No. 648.